# 昆虫对偏振光的响应及感受机理研究进展

蒋月丽[1,2], 郭予元[2,3,*], 武予清[1,*], 段 云[1], 苗 进[1], 巩中军[1], 李 彤[1]
(1. 河南省农业科学院植物保护研究所, 河南省农作物病虫害防治重点实验室, 农业部华北南部有害生物治理重点实验室, 郑州 450002; 2. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨陵 712100; 3. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

**摘要**: 偏振光是不同于普通光源的一种光, 常指光矢量在某一个方向振动的光波, 可分为线性偏振光、圆偏振光和椭圆偏振光等。目前已经发现自然界的偏振光影响许多昆虫的行为, 如西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的飞行导航、蛱蝶 *Heliconius cydno chioneus* 的觅偶、凤蝶 *Papilio aegeus* 产卵场所的选择等。金龟子对圆偏振光的反射可以作为一种分类的性状。昆虫复眼背部边缘区域(dorsal rim area, DRA)小眼是感受偏振光的主要器官, 电生理学研究表明前视神经节是蝗虫偏振视觉通路的一部分。在匈牙利, 已经开始利用偏振光研制步甲等昆虫的诱捕器。

**关键词**: 线性偏振光; 圆偏振光; 昆虫; 偏振视觉; 光感受器
**中图分类号**: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2012)02-0226-07

## Advances on response and perception mechanisms of insects to polarized light

JIANG Yue-Li[1,2], GUO Yu-Yuan[2,3,*], WU Yu-Qing[1,*], DUAN Yun[1], MIAO Jin[1], GONG Zhong-Jun[1], LI Tong[1] (1. Key Laboratory of Crop Pests Control of Henan Province, IPM Key Laboratory in South of North-China, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 2. College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

**Abstract**: Polarized light is different from common light, and it vibrates in one direction on light vectors and includes linear polarized light, circularly polarized light, elliptically polarized light, *etc*. It was verified that polarized light could affect behavior of many insects, such as flight navigation of *Apis mellifera*, mating of *Heliconius cydno chioneus*, selection of oviposition places by *Papilio aegeus*, *etc*. The reflection of circularly polarized light by scarab beetles could be used as a taxonomic character. Ommatidia accumulated in the dorsal rim area (DRA) of the compound eye are the main organs sensing polarized light. Electrophysiological studies recently showed that the anterior optic tubercle (AOTu) is a part of the polarization vision pathway of locusts. The polarized light traps have been developed for ground beetles in Hungary.

**Key words**: Liner polarized light; circularly polarized light; insects; polarization vision; photoreceptor

光是一种电磁波, 而电磁波是横波, 其振动方向与光波前进方向构成的平面称为振动面。自然光的振动面不只限于一个固定方向而是在各个方向上均匀分布, 当其照射到物体上时会导致振动面发生变化, 其中在某一个方向的振动增强或减弱的光波称为偏振光, 其偏振模式用 *E*-矢量方向、偏振角度和辐射强度来定义(Wehner, 1996)。按其性质, 偏振光可分为线性偏振光、圆偏振光和椭圆偏振光等; 按其来源, 可分为穿透偏振光、反射偏振光、折射偏振光和散射偏振光等。阳光通过空气尘埃的折射或者反射后部分或大部分形成偏振光, 多云天气的散射光多为偏振光, 月光、星光也属于偏振光(Cronin *et al*., 2003)。

恒星和行星是最主要的天空导航定位线索。其中, 太阳是距离地球最近的恒星, 已经被地球上的人类和动物用作旅行和迁移的指南针(Schmidt-

基金项目: 国家公益性行业专项(201003025); 河南省农业科学院发展专项资金
作者简介: 蒋月丽, 女, 1982 年生, 河南杞县人, 博士研究生, 助理研究员, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: yueli006@gmail.com
* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: yuyuanguo@hotmail.com; yuqingwu36@hotmail.com
收稿日期 Received: 2011-10-20; 接受日期 Accepted: 2012-02-08

Koenig, 2001)；金星是离地球最近的行星，是导航定位的参照物。此外，地球磁场也是著名的远距离迁移定向指南系统，能为许多迁飞性鸟类提供空间信息(Schmidt-Koenig, 1979)。天空中另一个有价值的定位线索就是偏振光，太阳光是最重要的自然光源，太阳发出来的原始光波是非偏振的，当这些太阳光撞击到地球上层的大气分子时，部分光波会分散或者在一个平面上振荡，形成偏振光(Waterman, 1981)，其偏振角度与太阳的位置和白天向天空移动的过程相关，理论上偏振角度最大时与太阳呈90°角。太阳光在接近地平线时形成的偏振光最大偏振角度可以达到75%(Coulson, 1988)，即最大的偏振化顶峰在太阳最低的拂晓或黄昏出现(Mappes, 2006)。由于太阳总是垂直于某个 *E*-矢量方向，因此，偏振模式能给出关于太阳位置的清楚信息，这些信息常常被地球上的生物所利用。

昆虫是地球上种类和数量最丰富的生物类群。昆虫与光波的关系已经有大量的研究，但多集中于对昆虫趋光性的机理及应用研究方面，其中黑光灯、高压汞灯、双波灯和频振杀虫灯等已经应用于害虫防治。偏振光是不同于这些光源的一种光，偏振光与昆虫的关系很早就引起了国外学者的极大兴趣，并围绕偏振光与昆虫行为的关系、昆虫偏振视觉机理等开展了大量研究工作，但国内至今还很少涉及这一研究领域。为此，本文概述了国际上偏振光在昆虫学中的研究进展，探讨了应用偏振光控制害虫的可能，期望为推进国内该领域的研究提供参考。

## 1　偏振光与昆虫行为的关系

### 1.1　偏振光与昆虫的定向导航

许多昆虫可以利用天空中的偏振光模式图来获取方向信息。当太阳不可见时，仅有一小部分天空是可见的，有些当地活动的昆虫就可以利用偏振的天光来定向。Frisch(1949)早期研究表明，西方蜜蜂 *Apis mellifera* 能够探测天空中的偏振光，作为空间飞行时的导航系统。关于偏振光的定向作用已在许多昆虫中得到证实，如撒哈拉沙漠蚁 *Cataglyphis bicolor* (Wehner, 2003)，田蟋 *Gryllus campestris* (Brunner and Labhart, 1987)，家蝇 *Musca domestica* (Philipsborn and Labhart, 1990)，君主斑蝶 *Danaus plexippus* (Sauman *et al*., 2005)和蜣螂 *Scarabaeus zambesianus* (Dacke *et al*., 2003)等。*Notonecta glauca* 眼睛的腹侧有许多光感受器，对偏振光比较敏感(Schwind, 1983)，在飞行中能够根据紫外线的水平偏振来探测水面。当蜜蜂回到蜂巢时，可以通过偏振视觉为其他工蜂觅食指示方向(Frisch, 1949)。*Pachysoma striatum* 离开食物源时，利用食物定位导航使其在一条直线上运动，以避免袭击(Dacke *et al*., 2002)。沙漠蚂蚁觅食的路线漫长而曲折，但使用偏振模式时能使它们沿一条直线较快返回自己的巢穴(Wehner *et al*., 2002)。

### 1.2　偏振光作为昆虫的求偶信号

有些彩色的蝴蝶类能够反射线偏振光作为异性求偶的信号(Vukusic *et al*., 2000)。Sweeney 等(2003)研究表明，纯蛱蝶 *Heliconius cydno chioneus* 能够用翅膀反射偏振光以吸引异性，人类却看不见这种偏振光。在漫长的进化过程中，这种蛱蝶的翅膀渐渐地进化成一种能反射偏振光的模式，并利用它来向异性发出求偶信号，这种偏振光信号在光线阴暗的地方尤其明显。当这种雌蝶通过翅膀反射偏振光召唤雄蝶时，雄蝶会立刻作出反应，飞到雌蝶身边用翅膀拍击雌蝶，然后雌雄蝶就会交配。如果雌蝶反射的不是偏振光，雄蝶就不会有任何反应而会对它敬而远之。在这种长翅蛱蝶经常光顾的低矮树丛下，它们反射的大部分是非偏振光，这进一步说明该蛱蝶只在求爱时才反射偏振光。*Heliconius melpomene malleti* 与 *H. cydno chioneus* 为同属的蛱蝶，将两者进行对比研究发现，它们的翅膀外形和花色图案非常相似，但 *H. melpomene malleti* 色泽较深，不能反射偏振光。进一步研究发现，由于 *H. cydno chioneus* 生活在低矮的树丛下，翅膀上的色素明显不足，这是它能反射偏振光的原因之一，而 *H. melpomene malleti* 由于生活在阳光充足的开阔地带，它的翅膀没能进化出反射偏振光的模式。

### 1.3　偏振光对昆虫产卵和觅食的影响

科学家研究表明，颜色和偏振光反射结合可以帮助蝴蝶选择产卵位置。澳大利亚的一种凤蝶 *Papilio aegeus* 在芸香科柑橘属有光泽的叶子上产卵。Kelber(1999a)经过双重和多重选择试验表明，雌性 *P. aegeus* 喜欢在人造绿根上产卵。Kelber(1999b)在实验室用双重选择试验研究了完全线性偏振光对凤蝶 *P. aegeus* 在颜色选择上的影响。雌性凤蝶 *P. aegeus* 必须在两个刺激之间选择，每个经过一个垂直的有色滤光片，从后面进行光照，和在上面覆盖不同方向的偏振滤光片。当这两个刺激的绿色一样的时候，该凤蝶喜欢上面对角的平行偏

振光，或者垂直偏振光。当一个亮绿色和暗绿色同时用水平的 *E*-矢量刺激的时候，该凤蝶喜欢暗绿色。然而，这个倾向会随着 *E*-矢量方向由平行到垂直的改变而改变。这些结果表明，当其他昆虫（如蜜蜂）可以单独处理偏振和颜色的时候，而蝴蝶却不能。一个可能的原因是这能使蝴蝶在降落到树叶之前区别是光面或者非光面。树叶反射不同量的偏振光，对蝴蝶来说，有光泽和无光泽叶子的颜色看起来是不一样的，并且当蝴蝶经过的时候这些树叶的颜色会改变。对蝴蝶幼虫来说，这些性质可以作为它们寻找食物源的一个指标。

Kelber 等（2001）也假设水平方向的树叶比垂直方向的树叶较吸引蝴蝶产卵，因为它们较易着落，并且为卵和幼虫提供较多的保护。对雌性 *P. aegeus* 来说，柑橘属树从不同方向看会显示不同的颜色，水平方向的看起来较绿，垂直方向的偏蓝绿或者微红。也许树叶的方向可能被感觉到的偏振假颜色的色度和饱和度所编码，能帮助其从远距离选择水平方向的树叶。总的来说，由于偏振诱导的假颜色，植物有光泽的叶子比没有被偏振光反射的叶子鲜艳，这样能帮助凤蝶 *P. aegeus* 幼虫从远距离选择食物源，幼虫在嫩叶上迅速生长；其雌性成虫通过颜色视觉，能在老叶和嫩叶之间选择嫩叶进行产卵（Kelber，1999a）。

### 1.4 夜行昆虫对线偏振光的反应

光诱捕器在昆虫物候学和飞行活动调查中是一个重要的工具。Kovorov 和 Monchadskiy（1963）最先利用光捕器发射线偏振光来诱捕昆虫，发现起偏振的光捕器诱捕的鳞翅目昆虫是非偏振光捕器的 2 倍。

夜行昆虫在扩散和迁移中很少将偏振光作为空间定位线索，Danthanarayana 和 Dashper（1986）假设这些昆虫的偏振敏感度可以解释月球运动周期中某些蚊子和飞蛾飞行活动高峰期的联系，他们利用呈等边三角形排列（相隔 10 m）的 3 台同种类型光捕器（同时发射等量的白光）检测夜间飞行昆虫对偏振光的反应。其中 2 个光捕器的光源被偏振滤光镜覆盖，一个发射完全垂直偏振光，另一个发射水平偏振光，第 3 个发射同等强度的非偏振光，每天改变光捕器的相对位置。结果发现，毛翅目和双翅目昆虫尤其是摇蚊科昆虫相对其他光来说对水平偏振光表现出更好的趋性。然而，革翅目昆虫对垂直偏振光表现出更好的趋性，少量的鞘翅目、半翅目、膜翅目和脉翅目昆虫趋性不明显，多数鳞翅目昆虫对非偏振光有较好的趋性，这与 Kovorov 和 Monchadskiy（1963）的调查结果形成对比。在另一个实验中，Danthanarayana 和 Dashper（1986）研究了苹浅褐卷蛾 *Epiphyas postvittana* 和苹果蠹蛾 *Laspeyresia pomonella* 对线偏振光的反应，将垂直光（非偏振或完全线偏振）照射的玻璃杯中飞蛾的夜间活动作为对照。这两种蛾子在偏振光照射下比非偏振光或者完全黑暗条件下活跃。

与同等强度的非偏振光相比，偏振光使复眼的敏感度提高了 15% ~ 30%（Mazokhin-Porshnyakov，1969），Danthanarayana 和 Dashper（1986）认为敏感度的提高对昆虫可能是有用的。这个现象可以解释偏振光捕器对夜行昆虫吸引这一现象。有开放视轴昆虫的高的绝对敏感度与低的偏振敏感度有关，然而有混合视轴的高的绝对灵敏度与高的偏振敏感度一致。因此，偏振光捕器可能增加了有高偏振敏感度混合视轴昆虫的数量。不同的复眼结构可能会解释水平或垂直偏振光捕器的种特异倾向。对于有明显垂直微绒毛的昆虫，垂直偏振光捕器比水平偏振光捕器出现的早，所以前者比后者对昆虫更有吸引力。另一方面，趋偏振水生昆虫（倾向水平偏振光）在夜间飞行中对水平偏振光捕器表现明显的趋性。通过偏振光捕器的试验研究，很难确定指定的昆虫种类是否对偏振敏感，或者是它对偏振光的反应是否由趋光性控制。

## 2 昆虫对圆偏振光的选择性反射

有些金龟甲的鞘翅能够选择性反射偏振光，当翅膀用圆形偏振光照射时，彩色的翅膀会改变颜色。早在 1854 年，LeConte 在美国西南部和墨西哥西部的山地松林中发现了珠宝金龟子 *Chrysina gloriosa*。然而，当采用圆形偏振光观察的时候，它展现出完全的黑色。根据给予特殊的偏振光照射时 *C. gloriosa* 外观的表现，科学家们猜测 *C. gloriosa* 能够感受到圆形偏振光（Brady and Cummings，2010）。在自然界偏振光的创造是普遍的，但是来自非偏振光的圆偏振光的产生是罕见的。Michelson（1911）指出来自金龟子 *Plusiotis resplendens* 的反射光能够呈现黄铜和金色的是圆偏振光。后来的研究者也得出了这个结果（Gaubert，1924；Mathieu and Faraggi，1937；Robinson，1966；Neville and Caveney，1969；Können，1985；Kattawar，1994；Srinivasarao，1999；Horváth and Varjú，2004），并且

发现仅仅是金龟子具有产生圆偏振光的能力。进一步研究发现这种圆偏振光是左旋圆偏振。Britton（1970）研究显示，圆偏振光在丽金龟亚科（Rutelinae）和花金龟亚科（Cetoniinae）中的反射性能是最普遍的。但是，在其他金龟子亚科中也存在这种现象，比如粪金龟亚科（Coprinae）、团毛蟹亚科（Trichiinae）、鳃角金龟亚科（Melolonthinae）。随着研究的深入，会有越来越多的种类被发现具有这种特性，Pye（2010）报道显示，除了以前报道的 5 个亚科的 39 种外，又发现了金龟科中的 3 个亚科鳃角金龟亚科（Phaenomeridinae）、独角仙亚科（Dynastinae）和长臂金龟亚科（Euchirinae）中的某些种具有这种特性；另外，首次发现，在金龟科以外，还有驼金龟科（Hybosoridae）中的一些种类也具有这种特性。金龟子对圆偏振光的反射这种特性可能将应用于金龟甲的高级阶元分类学领域（Pye，2010）。

金龟子鞘翅对圆形偏振光的反射研究不仅解释了一种自然现象，而且也有着重要的生物学意义和应用价值，圆形偏振光可以在同种之间感知和交流以躲避天敌或者寻找同伴，并在传递过程中可以保持信息的完整性（Brady and Cummings，2010）。Blahó 等（2012）报道了左旋圆形偏振光对 4 种金龟子没有“吸引”作用，但他们的“选择性试验”并没有试图去寻找金龟子对左旋圆形偏振光的“感知”，因为这个类群进化出的能够反射圆形偏振光性状必定有它生物学上的意义。

金龟子的这种特性，引起了物理学家的兴趣。圆偏振光是偏振光相当稀少的形式在电场或 *E*-矢量的传播过程中区别于线性偏振光和椭圆形偏振光。近年来，科学家们关于此方面的研究比较多，比如，金龟子对圆形偏振光的不同反应（Brady and Cummings，2010），以及金龟子翅膀对偏振光反射性能（Goldstein，2006；Lowrey *et al*.，2007）。他们发现有些金龟子能够反射较窄波段的左旋偏振光，有些能够反射较宽波段的左旋偏振光，还有些昆虫可以反射椭圆偏振光（如 *Chrysina woodi*）（Lowrey *et al*.，2007）。

金龟子能够选择性反射左旋圆偏振光是由金龟子鞘翅壳的细胞结构决定的。Sharma 等（2009）研究了珠宝金龟子 *C. gloriosa* 的鞘翅细胞结构。结果显示，其翅膀外骨骼镶嵌有与五边形和七边形共存的六边形晶包。六边形部分随曲率的增加而减少，用亮视野显微镜观察，发现每个细胞均包含有一嫩黄色的核，分布在有黄色边缘的绿色细胞中，但这个核在暗的视野中消失。通过共聚焦显微镜可以观察到这些细胞由同轴的嵌套式弧组成。这个模式在结构和光学上类似于胆甾醇结构液晶表面自发形成的焦锥区域。这些结构为形态建成奠定了基础，也为仿效金龟子外骨骼的复杂光学反应提供参考。

## 3　昆虫对偏振光的感受机理

### 3.1　昆虫的偏振视觉

昆虫对偏振光的感受机理很早也已有人研究，Burghause（1979）发现有小眼累积在板球复眼的特化背部边缘区域（dorsal rim area，DRA），高度适用于光的偏振检测。同时，DRA 在许多其他昆虫中都有发现，比如蜜蜂、蚂蚁、苍蝇、甲虫和蜻蜓（Labhart and Meyer，1999），桦斑蝶 *Danaus plexippus*（Stalleicken *et al*.，2005），以及沙漠蝗虫 *Schistocerca gregaria*（Homberg and Paech，2002）等。这些种类昆虫背侧边缘的小眼共享一系列的生物学特性使它们更适合于偏振环境：每一个小眼具有两套等色的、强烈的对偏振敏感的具有正交排列分析陌生环境的感光器。背侧边缘区域的变化伴随着小眼结构的特性变化，以解剖学为基础的自然偏振光视觉在复眼的组织切片中很容易被验证。在许多其他种类昆虫中根据不同的需求存在这种特化的背部小眼，证明了在昆虫中自然偏振视觉的存在是普遍的。然而，不同昆虫背侧小眼结构的差异说明昆虫的偏振视觉是多元的（Labhart and Meyer，1999）。

这些 DRA 的特殊功能通过小眼的特殊结构和光学性质得到验证。视轴：像眼睛位置暗示的一样，背侧边缘小眼的视轴是指向上方的。实际上，像蜜蜂、蚂蚁和蟋蟀一样，DRA 的视野具有从高空锋面到背面的延长形状，而且从中间到相对的边缘。视杆形状：规则小眼的视杆形状在形状、长度和宽度上是不同的。更具体地说，这些视杆更短而且具有更大的横剖面面积。这是因为这些无脊椎动物偏振光敏感光感受器的感杆相对的较宽和较短。视杆形状的不同是因为相对于规则小眼的偏振敏感接收器和起作用的微绒毛数量不同。光感受器视杆的缩短减少对偏振光的敏感性，相反，加宽无脊椎动物的视杆增加敏感性。微绒毛方向：偏振敏感感光器通过两套具有互成 90°的微绒毛的小眼起作用。无脊椎动物的光敏感性是基于构成感杆的微绒毛对偏振光的吸收。根据可能的机制，视觉细胞和

微绒毛的数量是一致的，当线性偏振光与微绒毛的长轴平行的时候，微绒毛达到最大的吸收效果。因此，微绒毛的方向在方便接受 *E*-矢量时进行调节，所以，背部边缘的小眼具有两套协调成正交角度的 *E*-矢量的分析器。电生理学和行为学证实了微绒毛通过两套分析仪把相对的 *E*-矢量传递给分析神经元。这两个相对机制提高了对 *E*-矢量的比较而使系统不依赖于自然光强度。微绒毛排列：偏振敏感接收器的微绒毛与整个感杆协调一致。复眼其他区域的小眼中，由于整个小网膜扭曲（如蜜蜂属 *Apis* L.）或感杆扭曲（如家蝇属 *Musca* L.，丽蝇属 *Calliphora* Robinneau-Desvoidy）使微绒毛的排列不整齐。而解剖学上微绒毛的精确排列对其对偏振光的高度敏感性是非常必要的。蜜蜂属 *Apis* L. 和蟋蟀属 *Gryllus* Latreille 的小眼的光学性质是不同的。蜜蜂 DRA 的角膜具有光散射通道，而蟋蟀却没有外角膜和选择色素。这些特性降低背侧边缘小眼的光学性能，但是却增加了光感受器的视野。大的视野非常具有优势，因为通过偏振模式可以减少不规则形状的影响（Labhart and Meyer，1999）。

### 3.2 昆虫的偏振视觉路径

偏振光信号从 DRA 经过视神经叶到中脑的路径还没有人做深的研究。然而，近年来在信号处理和传导方面出现了越来越多的见解。通过对蟋蟀和蝗虫进行的生理学研究和注射示踪物获得了很多神经元之间联系的信息（Blum and Labhart，2000；Homberg *et al.*，2003）。在蟋蟀视神经叶上的一小部分偏振敏感的神经元已经进行了研究，这些神经元通过后部结合处连接左边和右边的髓质（Labhart and Meyer，2002）。另外，Sakura 和 Labhart（2005）展示了蟋蟀中心复合体偏振敏感的切向神经元。一项研究发现，大脑中神经元的地形阵列给蝗虫方向感。许多昆虫把蓝天中的偏振光当作导航的指南信号。Heinze 和 Homberg（2007）发现当蝗虫通过它们眼中的光受体接受到偏振光后，线性偏振光的电场矢量（*E*-矢量）的方向在蝗虫大脑中心复合体的柱体中是以一个地形图来代表的。中心复合体的作用相当于一个内部指南针，它用蓝天的偏振模式来编码空间方向。蝗虫 DRA 光感受器从叶片边缘的背部到髓质到视神经叶小叶的前叶（Homberg and Würden，1997；Homberg and Paech，2002）。视神经叶通过前视神经束（AOT）连接到中脑前部的一个小的神经纤维网，前视神经节（AOTu）是有上下两个子单元组成。近来的电生理学研究表明前视神经节是蝗虫偏振视觉通路的一部分，因为上下两个单元都包含了偏振敏感神经元（Pfeiffer *et al.*，2005）。前视神经节输出的纤维到中间的橄榄色和副叶侧部的三角区域与切向神经元相连，输出纤维刺激了中心体的下半部（Homberg *et al.*，2003）。中心复合体是脑部中间的奇数神经纤维网，它由中心体（CB）的上下两部分、前桥和成对的球状小节组成。电生理学的研究表明在中心复合体中的偏振敏感神经元多在中心体的下部（Vitzthum *et al.*，2002）。

## 4 结语与展望

偏振光在自然景象中是丰富的，偏振视觉在动物中是普遍存在的，关于偏振光与昆虫关系的研究揭示了蓝天中的偏振模式是可以被昆虫所利用的。偏振光无论作为自然存在的光源或者是获得的光源对昆虫的影响都是自然光无法比拟的，其中有许多悬而未决的现象。昆虫对偏振光的感受，是人类视觉不能感知的，也是人类难以想象的。

国外学者对此进行的大量研究有助于今后更好的开展偏振光对昆虫的影响研究，也有助于人类更好地去认识和利用偏振光。在此基础上，今后有更多的问题值得去探讨和进行深入的研究。比如，开展关于偏振光如何有效应用于害虫防治，目前，此相关研发非常少，匈牙利 Szentkirályi（2003）报道了偏振光诱捕器对步甲的诱集效果；Horváth 在 2007 年获得了 1 项利用偏振光的诱捕马蝇的诱捕器专利（http://arago.elte.hu/?q=node/7）。前人研究已经证明很多昆虫能够利用偏振光进行定向导航，但是关于夜行昆虫对线偏振光的响应(包括定向)，等待确切的证据去证实。目前，人们只知道有些金龟甲能够选择性反射圆偏振光，推测这一特性可以应用于昆虫的生物信息交流和金龟甲类群分类学领域，但是如何对其进行有效应用呢？这些还有待深入的开展研究。昆虫对线偏振光感受的电生理学证据已有报道（Kleinlogel and Marshall，2006），但是，关于圆偏振光对昆虫影响的电生理学证据还未见报道，偏振光对昆虫飞行、通讯的影响机理还不明了，昆虫偏振视觉的机理研究任重而道远。另外，昆虫的偏振视觉应用于仿生学领域，不仅具有重要的应用价值，也是生物科学研究中核心的重要问题之一。

**参考文献（References）**

Blahó M, Egri Á, Hegedüs R, Jósvai J, Tóth M, Kertész K, Biró LP,

Kriska G, Horváth G, 2012. No evidence for behavioral responses to circularly polarized light in four scarab beetle species with circularly polarizing exocuticle. *Physiology & Behavior*, 105: 1067 – 1075.

Blum M, Labhart T, 2000. Photoreceptor visual fields, ommatidial array, and receptor axon projections in the polarizations-sensitive dorsal rim area of the cricket compound eye. *J. Comp. Physiol. A*, 186: 119 – 128.

Brady P, Cummings M, 2010. Differential response to circularly polarized light by the jewel scarab beetle *Chrysina gloriosa*. *The American Naturalist*, 175(5): 614 – 620.

Britton EB, 1970. Coleoptera (beetles). In: CSIRO ed. The Insects of Australia. Melbourne University Press, Carlton. 495 – 621.

Brunner D, Labhart T, 1987. Behavioural evidence for polarization vision in crickets. *Physiol. Entomol.*, 12: 1 – 10.

Burghause F, 1979. Die strukturelle Spezialisierung des dorsalen Augenteils der Grillen (Orthoptera, Grylloidea). *Zool. J. Physiol.*, 83: 502 – 525.

Coulson KL, 1988. Polarization and Intensity of Light in the Atmosphere. A. Deepak Pub, Hampton, Va., USA.

Cronin TW, Shashar N, Caldwell RL, Marshall NJ, Cheroske AG, Chiou TH, 2003. Polarization vision and its role in biological signaling. *Integr. Comp. Biol.*, 43: 549 – 558.

Dacke M, Nordström P, Scholtz C, Warrant E, 2002. A specialized dorsal rim area for polarized light detection in the compound eye of the scarab beetle *Pachysoma striatum*. *J. Comp. Physiol. A*, 188: 211 – 216.

Dacke M, Nordström P, Scholtzch, 2003. Twilight orientation to polarized light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1535 – 1543.

Danthanarayana W, DaShper S, 1986. Response of some night-flying insects to polarized light. In: Danthanarayana W ed. Insect Flight: Dispersal and Migration. Springer, Berlin Heidelberg, New York. 120 – 127.

Frisch K, 1949. Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia*, 5: 142 – 148.

Gaubert P, 1924. Sur la polarisation circulaire de la lumière réfléchie par les Insectes. *Comptes Rendus*, 179: 1148 – 1150.

Goldstein DH, 2006. Polarization properties of Scarabaeidae. *Appl. Opt.*, 45: 7944 – 7950.

Heinze S, Homberg U, 2007. Maplike representation of celestial E-vector orientations in the brain of an insect. *Science*, 315: 995 – 997.

Homberg U, Hofer S, Pfeiffer K, Gebhardt S, 2003. Organization and neural connections of the anterior optic tubercle in the brain of the locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Comp. Neurol.*, 462: 415 – 430.

Homberg U, Paech A, 2002. Ultrastructure and orientation of ommatidia in the dorsal rim area of the locust compound eye. *Arthropod Struct. Dev.*, 30: 271 – 280.

Homberg U, Würden S, 1997. Movement-sensitive, polarization-sensitive, and lightsensitive neurons of the medulla and accessory medulla of the locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Comp. Neurol.*, 386: 329 – 346.

Horváth G, Varjú D, 2004. Polarized Light in Animal Vision. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.

Kattawar GW, 1994. A search for circular polarization in nature. *Optics and Photonics News*, 5(9): 42 – 43.

Kelber A, 1999a. Ovipositing butterflies use a red receptor to see green. *J. Exp. Biol.*, 202: 2619 – 2630.

Kelber A, 1999b. Why 'false' colours are seen by butterflies. *Nature*, 402: 251.

Kelber A, Thunell C, Arikawa K, 2001. Polarisation-dependent colour vision in *Papilio butterflies*. *J. Exp. Biol.*, 204: 2469 – 2480.

Kleinlogel S, Marshall NJ, 2006. Electrophysiological evidence for linear polarization sensitivity in the compound eyes of the stomatopod crustacean *Gonodactylus chiragra*. *J. Exp. Biol.*, 209: 4262 – 4272.

Können GP, 1985. Polarized Light in Nature. Cambridge University Press, Cambridge.

Kovorov BG, Monchadsk AS, 1963. The possibility of using polarized light to attract insects. *Entomol. Rev.*, 42: 25 – 28.

Labhart T, Meyer EP, 1999. Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye. *Microsc. Res. Tech.*, 47: 368 – 379.

Labhart T, Meyer EP, 2002. Neural mechanisms in insect navigation: polarization compass and odometer. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 12: 707 – 714.

Lowrey S, De Silva L, Hodgkinson I, Leader J, 2007. Observation and modeling of polarized light from scarab beetles. *Optical Society of America*, 24(8): 2418 – 2425.

Mappes M, 2006. Polarization Vision: Behavioral Studies in Tethered Flying Desert Locusts, *Schistocerca gregaria*. PhD Dissertation, der Philipps-Universität Marburg, Marburg.

Mathieu JP, Faraggi N, 1937. Etude de la lumiere polarisee circulairements reflechie par certains Coleopteres. *Comptes Rendus*, 205: 1378 – 1380.

Mazokhin-Porshnyakov GA, 1969. Insect Vision. Plenum Press, New York.

Michelson AA, 1911. On metallic colouring in birds and insects. *Philosophical Magazine*, 21: 554 – 567.

Neville AC, Caveney S, 1969. Scarabaeid beetle exocuticle as an optical analogue of cholesteric liquid crystals. *Biol. Rev.*, 44: 531 – 562.

Pfeiffer K, Kinoshita M, Homberg U, 2005. Polarization-sensitive and light-sensitive neurons in two parallel pathways passing through the anterior optic tubercle in the locust brain. *J. Neurophysiol.*, 94: 3903 – 3915.

Philipsborn A, Labhart T, 1990. A behavioural study of polarization vision in the fly, *Musca domestica*. *J. Comp. Physiol. A*, 167: 737 – 743.

Pye JD, 2010. The distribution of circularly polarized light reflection in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 585 – 596.

Robinson C, 1966. The cholesteric phase in polypeptide solutions and biological structures. *Mol. Cryst.*, 1: 467 – 494.

Sakura M, Labhart T, 2005. Polarization-sensitive neurons in the central complex of the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Neuroforum*,

Suppl. 154B.

Sauman I, Briscoe AD, Zhu H, Shi D, Froy O, Stalleicken J, Yuan Q, Casselman A, Reppert SM, 2005. Connecting the navigational clock to sun compass input in monarch butterfly brain. *Neuron*, 46: 457 – 467.

Schmidt-Koenig K, 1979. Avian Orientation and Navigation. Academic Press, London.

Schmidt-Koenig K, 2001. Zur Geschichte der Orientierungsforschung. *J. Ornithol.*, 142(2): 112 – 123.

Schwind R, 1983. A polarization-sensitive response of the flying water bug *Notonecta glauca* to UV light. *J. Comp. Physiol.*, 150: 87 – 91.

Sharma V, Crne M, Park JO, Srinivasarao M, 2009. Structural origin of circularly polarized Iridescence in Jeweled beetles. *Science*, 325 (24): 449 – 451.

Srinivasarao M, 1999. Nano-optics in the biological world: beetles, butterflies, birds, and moths. *Chem. Rev.*, 99: 1935 – 1961.

Stalleicken J, Mukhida M, Labhart T, Wehner R, Frost B, Mouritsen H, 2005. Do monarch butterflies use polarized skylight for migratory orientation? *J. Exp. Biol.*, 208: 2399 – 2408.

Sweeney A, Jiggins C, Johnsen S, 2003. Polarized light as a butterfly mating signal. *Nature*, 423: 31 – 32.

Szentkirályi F, Bernáth B, Kádár F, Retezár I, 2003. Flight of ground beetles towards polarized and unpolarized light sources. *European Carabidology*, 114 : 313 – 324.

Vitzthum H, Müller M, Homberg U, 2002. Neurons of the central complex of the locust *Schistocerca gregaria* are sensitive to polarized light. *J. Neurosci.*, 22: 1114 – 1125.

Vukusic P, Sambles JR, Lawrence CR, 2000. Colour mixing in wing scales of a butterfly. *Nature*, 404: 457.

Waterman TH, 1981. Polarization sensivity. In: Autrum H ed. Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII, Part 6B. Springer, Berlin Heidelberg, New York. 281 – 461.

Wehner R, 1996. Polarisations muster analyse bei Insekten. *Nova Acta Leopoldina*, 294: 159 – 183.

Wehner R, 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A*, 189: 579 – 588.

Wehner R, Gallizzi K, Frei C, Vesely M, 2002. Calibration processes in desert ant navigation: vector courses and systematic search. *J. Comp. Physiol. A*, 188: 683 – 693.

（责任编辑：袁德成）